Beiträge zur Kenntnis des Sporangienwandbaues der Polypodiaceae und der Cyatheaceae und seiner systematischen Bedeutung

von

Karl Schnarf.

(Mit 1 Tafel.)

Vorgelegt in der Sitzung am 3. November 1904.

Die ersten Versuche einer umfassenderen systematischen Einteilung der Farne rühren von deutschen Botanikern her. Bernhardi[1] unterschied 1799 zwei Gruppen: »*Sporangiis gyro instructis*« und »*sporangiis gyro destitutis*«. Der weiteren Einteilung legte er die Beschaffenheit des Indusiums zu Grunde. Beiderlei Einteilungsprinzipien — Sporangium und Indusium — wurden auch von den späteren Autoren in ihren Farnsystemen verwendet.

Ohne hier näher auf die Geschichte der letzteren[2] eingehen zu wollen, möchte ich nur in Kürze auf deren wichtigste Etappen hinweisen.

R. Brown[3] teilte die Filices ein in: 1. *Gyratae* (die *Polypodiaceae, Cyatheaceae* und *Hymenophyllaceae* umfassend), 2. *Gleicheneae,* 3. *Osmundaceae* und 4. *Ophioglosseae*, wobei er zuerst das Aufspringen des Ringes als Einteilungsprinzip in Anwendung brachte. Mit ihm beginnt die Aufstellung gewisser natürlicher Gruppen.

[1] J. J. Bernhardi, Tentamen novae generum filicum et specierum earum Germaniae indigenarum dispositionis (Schrader's Journal 1799).

[2] Diesbezüglich vergl. J. E. Bommer, Monographie de la classe des Fougères.

[3] R. Brown, Prodr. Florae Novae Hollandiae (London 1810).

Kaulfuß[1] suchte durch Anwendung neuer Charaktere die Grundlage für eine natürlichere Systematik zu schaffen; von seinem System soll hier nur Erwähnung finden, daß er Gruppen, die ungefähr dem entsprechen, was wir heute unter *Cyatheaceae* und *Hymenophyllaceae* verstehen, von den *Polypodiaceae* abtrennte.

Die neuere Systematik schließt sich an Mettenius[2] an, der unter Benützung von Merkmalen des Sporangiums (Lage des Ringes und Richtung des Aufspringens) die Farne in acht Ordnungen einteilte: *Polypodiaceae, Cyatheaceae, Hymenophyllaceae, Gleicheniaceae, Schizaeaceae, Osmundaceae, Marattiaceae* und *Ophioglossaceae.*

Auf dieser von Mettenius geschaffenen Grundlage konnte die moderne, auf phylogenetischer Entwicklung begründete Systematik weiterbauen; auch sie benützte die Beschaffenheit der Sporangien, die vertikale, schiefe oder schräge Lage des Ringes, seine Ausbildung in Bezug darauf, ob er geschlossen ist oder nicht, die Art des Aufspringens der reifen Kapsel zur Abgrenzung der Familien.

Daß in der modernen Systematik die Auffassung dieser Merkmale eine andere ist als in der älteren, die bloß nach logischen Einteilungsprinzipien suchte, ist dabei selbstverständlich. Jene konnte die Einteilungsprinzipien von dieser nur dann übernehmen, wenn sie damit natürliche Einheiten begründen konnte. Da es sich nun zeigte, daß die durch die Beschaffenheit des Sporangiums abgegrenzten Familien tatsächlich Einheiten im Sinne einer phylogenetischen Systematik seien, wurden die alten Einteilungsprinzipien beibehalten, die man mehr oder weniger als praktische, die Übersicht erleichternde Merkmale aufzufassen pflegte.

Im folgenden glaube ich nun zur Begründung der Ansicht beitragen zu können, daß uns in der Tat schon die Sporangien an und für sich die Grundlage für eine natürliche Einteilung geben können. Die Lage und Beschaffenheit des Annulus allein — d. h. ohne Rücksicht auf andere Merkmale — würde uns

[1] Kaulfuß, Das Wesen der Farnkräuter (Leipzig 1827).

[2] Mettenius, Filic. horti bot. Lips. (1856).

nie dazu berechtigen können, damit Familien abzugrenzen; diese Eigenschaften könnten offenbar ebensosehr der Ausdruck gemeinsamer Abstammung, als vielmehr eine durch ganz bestimmte äußere Faktoren bewirkte Erscheinung sein. Auf das letztere zielt offenbar die Vermutung einiger Forscher[1] hin, daß die schiefe Lage des Annulus, wie wir sie bei den *Cyatheaceae* finden, möglicherweise durch gegenseitigen Druck der Sporangien im Sorus hervorgerufen sei. Wenn wir aber in einer und derselben Familie beobachten können, wie nicht nur der Annulus des Sporangiums stets dieselbe Lage aufweist, sondern auch der Wandbau des letzteren sich Zelle für Zelle bei den verschiedenen Gattungen und Arten der Familie wiederfindet, so können wir wohl mit Recht annehmen, daß der einheitliche Bau der Sporangien der Ausdruck einheitlicher Abstammung sei.

Demnach wird uns der Wandbau der Sporangien Kennzeichen gemeinsamer Abstammung liefern, die durch die Wirksamkeit äußerer Faktoren im Gegensatze zu andern systematisch verwertbaren Merkmalen nicht oder nur in ganz geringem Ausmaße verwischt worden sind.

Diese Auffassung wird, wie ich glaube, im folgenden ihre Bestätigung finden. Die Untersuchungen, die dieser Arbeit zu Grunde liegen, erstreckten sich auf *Polypodiaceae* und *Cyatheaceae*. Von den ersteren wurden insbesondere *Asplenium* und nahestehende Gattungen untersucht, da es sich zeigte, daß Eigentümlichkeiten des Wandbaues der Sporangien unter Umständen auch einen Hinweis auf verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb eines verhältnismäßig engen Formenkreises zu geben vermögen.

In letzterer Hinsicht hat bereits Fée[2] versucht, die Zahl der Ringzellen bei den *Polypodiaceae* systematisch zu verwenden, wobei er allerdings nur zu ganz ungefähr geltenden Resultaten gelangte.[3]

---

[1] So Bommer in Bull. bot. de France, Bd. XX, p. XVI.

[2] Fée, Gen. fil., p. 14ff.

[3] So Fée, l. c. p. 15: »L'anneau des aspleniacées, des helicogyratées et dicksoniées est assez généralement multi-articulé; celui des acrostichées et d'un assez bon nombre des polypodiacées est au contraire pauci-articulé.»

Bevor ich auf die Besprechung des Sporangienwandbaues und seiner systematischen Anwendung eingehe, möchte ich noch auf zwei in neuester Zeit gemachte Versuche hinweisen, neue Merkmale für die Farnsystematik heranzuziehen. Bower[1] hat namentlich die Entstehungsfolge der Sporangien im Sorus verfolgt und systematisch zu verwerten gesucht. Besonderes Interesse verdient ferner die von Goebel[2] gegebene Anregung, auch die geschlechtliche Generation zu berücksichtigen. Wenn auch diesbezügliche, auch von Jakowatz[3] unternommene Untersuchungen noch zu keinem Abschlusse gekommen sind, so versprechen sie doch, unsere Kenntnisse über verwandtschaftliche Beziehungen unter den Farnen in mancher Hinsicht zu bereichern.

Das Sporangium der *Polypodiaceae* ist im ausgebildeten Zustande durch den aufrechten, nicht geschlossenen Ring charakterisiert, der das Sporangium, oberflächlich betrachtet, in zwei symmetrische Hälften teilt. Sobald man aber den Wandbau eingehender betrachtet, sieht man, daß die Zellen, welche die Wandung bilden, stets in derselben Anordnung bei sämtlichen Sporangien einer Form wiederkehren und daß diese Anordnung auf beiden Seiten verschieden ist. Um diese Verhältnisse zu erläutern, betrachten wir Sporangien irgend einer Polypodiacee, die der Reife nahe sind, jedoch noch nicht die charakteristischen Verdickungen des Annulus zeigen. Da in diesem Stadium die Sporen noch durchsichtig sind, können wir den Wandbau deutlich überblicken.

Fig. 1 und 2 zeigen uns Sporangien von *Blechnum occidentale*, von verschiedenen Seiten betrachtet. Der leichteren Über-

---

[1] Bower, Studies on the morphology of spore-producing members, IV. The leptosporangiate.

[2] Goebel in Flora 1892, Ergänz.-Bd. p. 104 ff; ferner Organographie, II. Th., p. 410 ff.

[3] Jakowatz in diesen Sitzungsberichten, Bd. CX, Abt. I, Dez. 1901.

sicht halber möge hier in Kürze auf die Entwicklung der Sporangien hingewiesen werden.[1]

Eine Zelle der Epidermis wölbt sich vor und teilt sich zunächst durch eine der Epidermis parallel gerichtete Wand, worauf meist noch eine gleichgerichtete Wand in der äußeren Zelle auftritt. Hierauf entstehen in der äußersten Zelle nacheinander drei schräg gestellte Wände (Segmente 1 bis 3). Diese drei Wände lassen am Scheitel eine Zelle ungefähr von der Form eines Tetraeders übrig, dessen Spitze der Epidermis zugekehrt ist und dessen gewölbte, nach außen gekehrte Grundfläche den Scheitel des jungen Sporangiums bildet. Diese Zelle teilt sich wieder durch eine horizontale Wand in eine innengelegene tetraedische Zelle, die der Ausgangspunkt für die Entwicklung des Tapetums und der Sporenmutterzellen ist und eine den Scheitel des jungen Sporangiums bildende Zelle (Segment 4). Aus diesen Segmenten 1 bis 4 entsteht durch ganz gesetzmäßig verlaufende Teilungen die Wand des Sporangiums und der Fuß. Ohne auf die weitere Entwicklung dieser vier Segmente einzugehen, sei hier nur auf das Resultat jener hingewiesen, welches uns einen klaren Überblick über den ganzen Wandbau gewährt. In Fig. 1 und 2 sind die ursprünglichen Grenzen der Segmente 1 bis 4 stärker ausgezogen. Wir sehen zunächst, daß an der Bildung des Ringes die Segmente 1, 3 und 4 beteiligt sind. Im Ringe fallen uns zunächst vier, im Vergleich zu den andern schmälere Zellen auf, die künftigen Stomiumzellen; an diese schließen sich nach unten zwei Zellen an, die Hypostomzellen (nach C. Müller). Dieser Teil des Ringes im weiteren Sinne, nebst den sich unten anschließenden Zellen des Fußes, geht nach C. Müller aus Segment 3 hervor. Auf der dem Stomium gegenüberliegenden Seite befinden sich in unserem Falle acht ziemlich gleich gestaltete Ringzellen; diese entstammen dem Segmente 1. Der übrige, am Scheitel gelegene Teil des Ringes geht aus Segment 4 hervor.

Betrachten wir nun die beiden Wandhälften, die durch den Ring voneinander geschieden werden. Wir wollen sie mit

---

[1] Betreffs der Entwicklung vergl. Rees in Pringsheims Jahrbücher, V, 1866; Kündig in Hedwigia 1888 und insbes. C. Müller in Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 11, 1893.

C. Müller nach der Zahl der in ihnen in vertikaler Richtung verlaufenden Segmentgrenzen als uni- und bisuturale Seite unterscheiden.

Auf der bisuturalen Seite (Fig. 1) sehen wir im unteren Teile der Kapsel vier auffallende Zellen *a, b, c, d,* deren Scheidewände fensterkreuzartig gestellt sind. Diese vier Zellen, neben der sich nach unten anschließenden Reihe der Fußzellen, stammen vom Segment 2. Zu beiden Seiten der vier Zellen *a, b, c, d* liegen die beiden Zellen *p* und *q,* die dem Segmente 1, respektive 3 angehören. Nach oben hin schließen vier Zellen an, deren Scheidewände ungefähr senkrecht gegen den Ring verlaufen; sie gehören dem Scheitelsegment 4 an.

Auf der unisuturalen Seite (Fig. 2) sehen wir zunächst, dem Stomium zugewandt, zwei übereinanderliegende Zellen *m* und *n,* die, ebenso wie das Stomium, aus Segment 3 hervorgegangen sind. Auf der andern Seite liegen drei Zellen, l, g_1 und g_2, die wie die angrenzenden Annuluszellen von Segment 1 stammen. Der obere Wandteil der unisuturalen Seite wird meist von drei Zellen v, w_1 und w_2 gebildet, die durch Teilung des Scheitelsegmentes entstanden sind; die Richtung der Wände dieser letztgenannten Zellen verhält sich selbst bei derselben Art nicht ganz konstant.

Endlich noch ein paar Worte über den Fuß des Sporangiums. Dieser besteht stets aus drei Zellreihen, die nach den Untersuchungen C. Müller's ganz aus den Segmenten 1 bis 3 hervorgegangen sind. Eine Zellreihe ist der bisuturalen und die zwei andern der unisuturalen Seite zugekehrt. Die drei Zellreihen sind nur selten gleich lang. Bei der jetzt betrachteten Form ist die Regel, daß der Fuß unten aus zwei Zellreihen (die den Segmenten 1 und 2 angehören) besteht, während in der Nähe der Sporenkapsel noch die dritte, dem Segment 3 entstammende Zellreihe hinzutritt. In andern Fällen (z. B. bei Aspleniumarten) ist zu beobachten, daß der Fuß unten einreihig, in der Mitte oder etwas oberhalb derselben zweireihig und erst ganz nahe der Sporenkapsel dreireihig ist, und zwar gehört die längste Zellreihe dem Segmente 1, die zweitlängste dem Segmente 2 und die kürzeste dem Segmente 3 an.

Die Beschreibung des Wandbaues wäre nicht vollständig, wollten wir nicht die Beschaffenheit des reifen Sporangiums in Kürze betrachten. Zunächst zeigt der Annulus die bekannten charakteristischen Verdickungen, die bei der Funktion eine wesentliche Rolle spielen und in ganz derselben Weise sind in der Gegend des Stomiums zwei oder mehrere Zellen ausgebildet, wodurch der Punkt, an welchem später das Aufreißen des Sporangiums erfolgt, vorgebildet erscheint. Bei unserer Form (Fig. 3) sind nur die beiden mittleren der vier Stomiumzellen verdickt. Die oberhalb und unterhalb derselben gelegene Stomiumzelle bleibt stets unverdickt, ebenso die (meist zwei) Hypostomzellen und (ebenfalls meist zwei) oberhalb des Stomiums gelegene Zellen (Epistomzellen).

Der Wandbau des Sporangiums, für welchen hier als typisches Beispiel *Blechnum occidentale* vorgeführt wurde, kehrt bei allen *Polypodiaceae* wieder. Die Abweichungen von dem eben beschriebenen Falle, wie wir sie bei verschiedenen Formen finden, sind geringfügig und betreffen stets nur sehr spät in der Entwicklung auftretende Teilungswände. Auch in den Fällen, wo der ganze Wandbau durch zahlreiche Scheidewände komplizierter gestaltet wird, wie z. B. bei einigen Arten der Gattung *Gymnogramme* beobachtet werden kann, vermögen wir ohne besondere Schwierigkeiten den ganzen Bauplan von *Blechnum occidentale* wieder zu erkennen. Ebenso ist stets ein Annulus und ein Stomium mit den charakteristischen Verdickungen ausgebildet, deren Lage vollkommen konstant ist; Abweichungen bei den verschiedenen Arten zeigen nur die Zahl der verdickten Zellen und der Umstand, ob zwischen den verdickten Zellen des Annulus und des Stomiums unverdickte Zellen eingeschoben sind oder nicht, ferner die Zahl der letzteren u. dgl. m.

Wenn wir uns all dieses vor Augen halten, muß für uns die ganze Auffassung zunächst des Polypodiaceensporangiums eine andere werden. Die Lage und Beschaffenheit des Annulus und die Ausbildung desselben können wohl als charakteristische, augenfällige Merkmale gelten, sind aber wohl von sekundärer Bedeutung für die Auffassung unserer Familie als einer phylogenetischen Einheit. Das gleichmäßige Auftreten

desselben Wandbaues jedoch, der nämlichen Zellgrenzen — Dinge, die offenbar für die Funktion bedeutungslos sind — weisen uns in unzweifelhafter Weise auf eine gemeinsame Abstammung aller Formen hin, deren Sporangien den nämlichen Wandbau besitzen.

Von diesem Standpunkte aus verlohnt es sich gewiß der Mühe, auf die kleinen Abweichungen und geringen Unterschiede, wie sie bei verschiedenen Arten auftreten, des näheren einzugehen. Zwar werden von vornherein nur kleine, oft schwer zu beobachtende Abweichungen zu erwarten sein, da hier die umgestaltende Wirkung äußerer Faktoren offenbar viel geringer ist als bei den vegetativen Organen. Desto größere systematische Bedeutung muß aber einer solchen, wenn auch geringfügigen Differenz beigelegt werden, wenn eine bestimmte Formengruppe eine solche gegenüber andern zeigt.

Die Systematik der Farne, insbesondere der größeren Familien, hat ja ziemlich große Schwierigkeiten zu überwinden, wenn sie anders auf verwandtschaftlichen Verhältnissen aufgebaut sein soll. Dies mag zum größten Teil auf einer gewissen Einförmigkeit in der Ausbildung der vegetativen Organe beruhen. Vergleichend-anatomische Untersuchungen[1] haben es wahrscheinlich gemacht, daß die *Polypodiaceae* im großen und ganzen in dem anatomischen Aufbau ihrer Blätter eine Anpassung an das Leben an relativ feuchten und schattigen Standorten zeigen. Wenigstens zum Teile dürfte sich darauf die in Anbetracht der großen Formenzahl relativ große Einförmigkeit im ganzen Habitus zurückführen lassen. Eine weitere Schwierigkeit der Polypodiaceensystematik liegt wohl darin, daß verschiedene Entwicklungsreihen der *Polypodiaceae* eine ähnliche Ausbildung in denjenigen Merkmalen erlangt haben können, die in der Einteilung in Unterfamilien verwertet werden. So scheint die Ansicht Prantl's[2] nicht unberechtigt, daß die

[1] W. Benze, über die Anatomie der Blattorgane einiger Polypodiaceen (Berlin 1887), (Referat in Just's Jahrb. 1887, II); ferner A. Vinge, Über das Blattgewebe der Farne (Bot. Zentralbl. 1887, 2, p. 290).

[2] Prantl in Arbeiten des bot. Instit. zu Breslau, I, 1892, p. 12 ff; ähnlich spricht sich Giesenhagen aus (die Farngattung Niphobolus, Jena, 1901).

heutigen Unterfamilien der *Polypodiaceae* nur bestimmte Entwicklungsstufen repräsentieren, die teilweise von verschiedenen Entwicklungsreihen erreicht wurden. Zu einem damit im Einklang stehenden Ergebnis gelangte ich wenigstens bei der Untersuchung des Sporangienwandbaues innerhalb einer Unterfamilie der *Polypodiaceae*.

Die im folgenden mitgeteilten spezielleren Untersuchungen beziehen sich auf die Merkmale, die Sporangien von Arten der Gattung *Asplenium* und verwandter Gattungen zeigen.

Was unter *Asplenium* zu verstehen sei, war Gegenstand der verschiedensten Auffassung von Seite der Pteridologen. Während die einen, wie z. B. Hooker oder Mettenius, die Gattung *Asplenium* in einem sehr weiten Umfange nahmen (unter Einschluß von *Athyrium* und *Diplazium*), lösten sie andere in eine größere Anzahl von Gattungen auf, wie z. B. Presl. Die Schwierigkeit lag eben darin, daß die innerhalb jeder der drei Hauptgattungen *Asplenium* im engeren Sinne, *Diplazium* und *Athyrium* die Form und die Zahl der Sori auf einer Fieder nicht konstant sind, so daß sich also Übergänge ergeben, welche die Vereinigung in eine Gattung nahelegen, andrerseits aber die typischen Formen doch so sehr auseinander gehen, daß sie sich schwer in einer Gattung unterbringen lassen.

Die Untersuchung der Sporangien der Gattung *Asplenium* im engeren Sinne ergab nun, daß da überall ein Sporangium mit ganz charakteristischen Merkmalen vorhanden ist.

Fig. 4 zeigt ein reifes Sporangium von *Asplenium viviparum*. Wir sehen vier Stomiumzellen, die alle in bekannter Weise verdickt sind. Nach oben hin schließen sich an diese sofort die verdickten Annuluszellen an, ohne daß unverdickte Stomium- oder Epistomzellen dazwischen auftreten. Hypostomzellen sind stets, und zwar in der Regel eine oder zwei vorhanden. Ferner zeigt der Fuß eine auffallende Beschaffenheit. Die drei Zellreihen, aus denen er besteht, sind untereinander ungleich lang, so daß er unten aus einer, weiter oben aus zwei und erst ganz in der Nähe der Kapsel aus drei Zellreihen besteht.

[2] Diels in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam., I, 4.

Diese beiden Merkmale, nämlich das Fehlen unverdickter Zellen zwischen den verdickten Stomiumzellen und den verdickten Annuluszellen einerseits und der im unteren Teile nur aus einer Zellreihe gebildete Fuß andrerseits, lassen sich stets leicht an frischem und Herbarmaterial wiederfinden. Sporangien, welche diese Merkmale nicht zeigten, konnte ich unter einer großen Zahl von Sporangien nur ganz vereinzelt beobachten.

Von der Gattung *Asplenium* wurden folgende Arten untersucht (der Aufzählung liegt die Diel s'sche Einteilung in Sektionen zu Grunde):

Sektion I, *Neottopteris: ensiforme* Wall., *sinuatum* Beauv., *squamulatum* Bl., *Nidus* L.

Sektion II, *Hemionitidastrum: Hemionitis* L.

Sektion III, *Acropteris: septentrionale* Hoffm., *variabile* Hook., *Seelosii* Sieb., *Germanicum* Weis.

Sektion IV, *Euasplenium:* 1. *Pinnatae*: *viride* Huds., *adulterinum* Milde, *Trichomanes* L., *monanthemum* L., *platyneuron* Oakes, *Petrarchae* DC, *longicauda* Hk., *Poolii* Bkr., *alatum* Hk. Bkr., *lunulatum* Sw., *anisophyllum* Kze., *auriculatum* Sw., *marinum* L., *obtusatum* Forst., *lucidum* Forst., *mucronatum* Presl, *Serra* Langs.-Fisch., *falcatum* Lam., *obesum* Bkr., *macilentum* Kze., *caudatum* Forst., *erectum* Bory, *paleaceum* R. Br.; 2. *Compositae: Hookerianum* Col., *Ruta muraria* L., *fissum* Kit., *Adianthum nigrum* L., *cuneatum* Lam., *lanceolatum* Huds., *fontanum* Bernh., *bulbiferum* Forst., *cicutarium* Sw., *adiantoides* Radds.

Sektion V, *Darea: flaccidum* Forst., *Belangeri* Kze., *viviparum* Presl, *dimorphum* Kze., *Dregeanum* Kze., *rutifolium* Kze., *viviparoides* Kuhn.

Aus der Sektion VI, *Loxoscaphe,* konnte ich aus Mangel an Material keine Form untersuchen.

Die Zahl der untersuchten Arten ist groß genug, um sagen zu können, daß die ganze Gattung *Asplenium* in dem angegebenen Umfange durch Sporangien mit den angeführten Merkmalen ausgezeichnet ist.

Hingegen zeigten die Gattungen *Athyrium* und *Diplazium* gar nie derartige Sporangien; zwischen den verdickten Stomial-

zellen fand ich stets mindestens eine, fast durchwegs aber mehr unverdickte Zellen eingeschaltet. Untersucht wurden von diesen Gattungen folgende Arten:

Diplazium: alternifolium Presl, *arborescens* Mett., *celtidifolium* Kze., *esculentum* Presl, *latifolium* (Don), Moore, *plantagineum* L., *radicans* Schk., *Shepardi* Lk., *silvaticum* Presl, *sorzogonense* Presl.

Athyrium: acrostichoides (Sw.) Diels, *aspidioides* Schlecht., *filix femina* (L.) Roth, *macrocarpum* (Bl.) Bedd., *nipponicum* (Mett.) Diels, *oxyphyllum* (Hook.) Moore, *umbrosum* (Ait.) Presl.

Hingegen zeigten die untersuchten Arten der Gattung *Ceterach* wieder volle Übereinstimmung im Sporangienwandbau mit *Asplenium* und ebenso die Arten der Gattung *Scolopendrium*, soweit ich solche untersuchen konnte, und *Pleurosorus*. Von diesen Gattungen wurden untersucht:

Scolopendrium: vulgare Sm., *Brasiliense* Kze., *hybridum* Milde, *Hemionitis* Lag., *nigripes* (Fée) Hk.[1]

Ceterach: alternans (Wall.) Kuhn, *officinarum* Willd.

Pleurosorus rutifolius (Hk und Grev.) Fée.

Als Resultat dieser Sporangienuntersuchungen ergibt sich auf Grund der früher entwickelten Anschauungen über den Sporangienwandbau als phyletisches Merkmal eine enge Zusammengehörigkeit der in die Gattungen *Asplenium* i. e. S., *Scolopendrium* und *Ceterach* eingereihten Formen.

Gestützt wird dieses Ergebnis durch die Resultate, zu denen verschiedene Forscher auf ganz anderem Wege gelangt sind, wie die folgende Vergleichung mit der Literatur zeigen wird.

Gehen wir dabei von der Gattung *Athyrium* aus. Dieser Formenkreis wurde von den älteren Botanikern[2] mit *Aspidium* vereinigt, während er von den übrigen auf Grund der Beschaffenheit der Sori und des seitlichen Indusiums zum mindesten in die Nähe von *Asplenium* gestellt wurde. Die

[1] Dagegen zeigen die Sporangien von »*Scolopendrium Krebsii* Kze.« nicht die Eigentümlichkeiten von *Asplenium* i. e. S.; nach Luerssen (Farnpflanzen, p. 112) ist diese Pflanze in der Tat eine Abnormität von *Blechnum punctulatum* Sw.

[2] Swartz, Syn. fil; Willd., Spec. pl. V, 276.

Schwierigkeit, auf Grund dieser Eigenschaften *Athyrium* von *Asplenium* zu trennen, bewog Hooker[1] und Mettenius[2] in ihrer Riesengattung *Asplenium* auch *Athyrium* unterzubringen und dies konnte umsomehr gerechtfertigt erscheinen, als die Versuche Presl's,[3] Fée's,[4] Heuflers[5] u. a., *Athyrium* auf Grund der Merkmale des Sorus und Indusiums zu trennen, zu einander teilweise widersprechenden Abgrenzungen führte.[6]

Milde[7] führte auf Grund der Gestalt der Spreuschuppen (*paleae clathratae — paleae cystopteroideae*) und der Gefäßbündelverhältnisse des Blattstieles eine Trennung von *Athyrium* und *Asplenium* durch, der sich die meisten neueren Autoren anschließen. Indem Milde seine Untersuchungen auf nächststehende Gattungen ausdehnte, kam er zum Ergebnisse, daß die für *Asplenium* charakteristischen Spreuschuppen auch bei *Ceterach* und *Scolopendrium* auftreten, während sich *Diplazium* an *Athyrium* anfügte. Milde kam so zu folgender Einteilung seiner Unterfamilie der *Aspleniaceae:*

a) Subtribus: *Asplenieae.*

I. 1. *Micropodium* Mett.
II. 2. *Asplenium.*
3. *Ceterach.*
III. 4. *Scolopendrium.*
5. *Camptosorus.*

b) Subtribus: *Athyrieae.*

6. *Athyrium* mit den Sektionen: *Euathyrium, Diplazium, Callipteris, Hemidictyon.*

---

[1] Hooker, Spec. fil.; H. u. Baker, Syn. fil., Baker, A Summary of the new ferns, 1892.

[2] Mett., Fil. h. bot. Lips., p. 67; ferner: Über einige Farngattungen, VI, *Asplenium* (Senkenb. Ges. 1859/61).

[3] Presl, Tent. Pteridogr.

[4] Fée, Gen. fil.

[5] Heufler in Verh. Zool. bot. Ges. Wien, 1856.

[6] Vergl. darüber Milde, Das Genus *Athyrium*, bot. Ztg., 1866, p. 372.

[7] Milde, Über die Gefäßkryptogamen Schlesiens (Nova Acta XXVI, II, p. 569); das Genus *Athyrium* (Bot. Ztg., 1866); Über *Athyrium* und *Asplenium* und Verwandte (Bot. Ztg., 1870).

Milde kommt somit in Bezug auf die Auffassung der *Aspleniaceae* zu dem Ergebnis, daß sie aus zwei getrennten Gruppen oder besser Entwicklungsreihen besteht, von denen die eine *Asplenium, Ceterach, Scolopendrium* umfaßt, während die andere im wesentlichen durch *Athyrium* und *Diplazium* vertreten ist.

Die natürliche Stellung von *Ceterach* war mit dem Augenblick gegeben, als erkannt wurde, daß die ganze Lage des Sorus der eines *Asplenium* entspreche[1] und daß das Indusium nur mehr oder weniger rückgebildet sei[2]. Die vorhandenen Übergänge (*Ceterach alternans*) können geradezu eine Vereinigung mit *Asplenium* rechtfertigen, wie es auch in neuerer Zeit geschehen ist.[3] Das Indusium scheint in der Tat bei *Ceterach* in dem Maße rückgebildet worden zu sein, als das Spreuschuppenkleid stärker ausgebildet wurde, was gewiß biologisch zu verstehen ist. An *Ceterach* schließt sich ganz ungezwungen die Gattung *Pleurosorus* an.

Scolopendrium wird wohl von allen Forschern in die Nähe von *Asplenium* gestellt. Da sich aber diese Gattung auf Grund ihrer ziemlich auffallenden und konstanten Merkmale leicht umgrenzen läßt, findet man in der Literatur kaum deutliche Hinweise auf besonders nahe Beziehungen zu *Asplenium*. In jüngster Zeit kam Hofmann[4] gelegentlich der Untersuchung von *Scolopendrium hybridum* Milde zu einem Resultate, das sowohl der Ansicht Milde's[5] über die hybride Natur dieser Form als auch der Auffassung Heinzes[6] widerspricht, der eine hybride Entstehung leugnet. Hofmann macht es nun sehr wahrscheinlich, daß *Scolopendrium hybridum* eine deutliche Übergangsform zwischen den Gattungen *Scolopendrium* und *Ceterach* vorstellt; die Existenz einer solchen Übergangsform aber weist unbedingt auf nahe verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *Scolopendrium, Asplenium* und *Ceterach* hin.

---

[1] Mettenius, Fil. h. bot. Lips., p. 80.

[2] Vergl. Luerssen, Farnpflanzen, p. 284 ff. und die dort zitierte Literatur.

[3] Acherson, Synopsis I.

[4] Hofmann, Über *Scolopendrium hybridum* Milde (Öst. bot. Ztschr. 1899).

[5] Milde in Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 14, p. 235.

[6] Heinz in Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 10, p. 413.

Auch auf Grund eingehender vergleichend-anatomischer Untersuchungen gelangte K. Thomae[1] zu derselben Gruppierung der *Asplenieae*. Die von ihm untersuchten Arten von *Athyrium* stehen im Bau der Gefäßbündel der Blattstiele wohl unterschieden den Arten der Gattung *Asplenium* gegenüber. Bemerkenswert ist ferner die Beobachtung dieses Autors, daß *Scolopendrium vulgare* mit *Asplenium* Übereinstimmung zeigt.

Wir sehen also, daß uns die Untersuchung der Eigentümlichkeiten der Sporangien zu einem mit auf anderen Wegen gewonnenen Ergebnissen übereinstimmenden Resultate geführt hat. Diese Übereinstimmung ist einerseits dazu geeignet, die verwandtschaftlichen Beziehungen unter den besprochenen Formen vollkommen klar zu legen, andrerseits die Richtigkeit des Gedankens zu erweisen, daß die Merkmale der Sporangien uns in klarer Weise verwandtschaftliche Beziehungen auch innerhalb verhältnismäßig kleiner Formenkreise zeigen können.

Die Auffassung des *Cyatheaceae* in Bezug auf ihre systematische Stellung war stets eine schwankende. Kaulfuß[2] charakterisiert die *Cyatheaceae* im Gegensatz zu den *Polypodiaceae*, die einen »annulus verus centralis« besitzen, durch einen »annulus verus excentricus«. Dabei rechnete er aber die *Hymenophyllaceae* zu den *Cyatheaceae*, die demzufolge in zwei Unterabteilungen zerfallen, deren eine die *Hymenophyllaceae* und deren andere die eigentlichen *Cyatheaceae* bilden. Von den letzteren schloß er jedoch die Gattungen *Dicksonia, Balantium* und *Cibotium* aus, die er zu den *Polypodiaceae*, und zwar unter die *Davallioideae* rechnete.

Von späteren Autoren ordneten die meisten die *Cyatheaceae* den *Polypodiaceae* unter, so Brongniart, Endlicher, Lindley, Fée, Smith, Moore, Hooker u. a. Als selbständige Gruppe neben den *Polypodiaceae* ließ sie vor allem Mettenius gelten. Auf die verschiedene Umgrenzung der *Cyatheaceae*, namentlich was *Dicksonia* und Verwandte betrifft, wird später noch hingewiesen werden.

[1] Thomae, Die Blattstiele der Farne, Pringsheim's Jahrb., 17. Bd., p. 143 ff.

[2] Kaulfuß, Das Wesen der Farnkräuter (Leipzig 1827).

Dem folgenden wollen wir die von Diels[1] vertretene Auffassung zu Grunde legen. Danach umfassen die *Cyatheaceae* drei Unterfamilien:

1. *Dicksonieae* mit den Gattungen: *Balantium, Dicksonia* und *Cibotium*.

2. *Thyrsopterideae* mit der einzigen Art: *Thyrsopteris elegans*.

3. *Cyatheae* mit den Gattungen *Cyathea*, *Hemitelia*, *Alsophila*.

Untersucht wurden Sporangien der *Dicksonieae* und *Cyatheae*. Was bei dieser Familie die Untersuchung und den Vergleich der Sporangien erschwerte, ist vor allem der Umstand, daß für die *Cyatheaceae* die Sporangienentwicklung nicht so genau wie für die *Polypodiaceae* bekannt ist, bei denen uns die genaue Bekanntschaft mit der Entwicklung zugleich eine klare Übersicht, ein Schema gegeben hatte, das den Überblick über den Wandbau außerordentlich erleichterte.

Betrachten wir Sporangien von *Cyathea arborea* (Fig. 7 und 8), so fällt uns zunächst der mächtige Ring auf. Dieser ist bekanntlich vollständig geschlossen; die Zellen desselben sind in derselben Weise wie bei den *Polypodiaceae* verdickt. In einer bestimmten Partie desselben sind diese Verdickungen weniger stark ausgebildet, es ist dies die Gegend, in der der Riß einzutreten beginnt; manchmal ist diese Stomiumgegend noch dadurch stärker hervorgehoben, daß, ganz ähnlich wie bei den *Polypodiaceae*, verdickte Stomialzellen von unverdickten Ringzellen oben und unten begrenzt werden; meist sind diese Grenzen so wie bei der jetzt betrachteten Form verwischt.

Der Ring gibt uns auch hier die erste Orientierung für die Betrachtung des Wandbaues. Er teilt die Sporangienwandung in zwei Hälften, deren eine mit dem Fuße in direkter Verbindung steht, wärend bei der andern dies nicht der Fall ist; es mögen hier diese beiden Wandhälften als Stiel- und Deckseite unterschieden werden.

Wir betrachten zunächst die letztere, die stets bedeutend kleiner und schmäler ist als die Stielseite. Fig. 5 zeigt ein

[1] In Nat. Pflanzenfam., 1, IV.

junges Sporangium von dieser Seite gesehen. Diese Wandhälfte wird von sechs paarweise übereinandergestellten Zellen gebildet; im reifen Sporangium bleibt entweder dieser einfache Bau erhalten (vergl. Fig. 7) oder es sind in einigen der ursprünglichen Zellen Teilungswände aufgetreten (Fig. 9), wobei wir aber in der Lage sind, die ursprünglichen übereinandergestellten Zellenpaare wieder zu erkennen.

Die Stielseite ist bedeutend größer als die Deckseite und daher auch komplizierter (Fig. 6). Der Stiel sitzt dem untern Rande dieser Wandhälfte an; diese selbst ist aus einer Anzahl in Reihen gestellter Zellen gebildet; die Reihen gehen alle vom Stielansatze aus und endigen am Ringe. Fig. 6 zeigt die Stielseite eines jungen Sporangiums von *Cyathea arborea*. Der Stiel kehrt dieser Seite zwei Zellreihen zu, von deren obersten Zellen je zwei Zellreihen ausgehen, deren jede hier in zwei Zellen geteilt ist; auch ist meist noch zu beiden Seiten des Stieles je eine Zelle vorhanden, welche den unteren Teil des Ringes mit dem Stiele verbindet. In reifen Sporangien ist dieser Wandteil durch weitere Zellteilungen in größerem oder geringerem Grade komplizierter gestaltet. (Fig. 8 und 10.)

Bevor ich darauf eingehe, die Verbreitung der Sporangien mit dem soeben beschriebenen Wandbau zu besprechen, möge hier sogleich darauf hingewiesen werden, daß selbst bei einer und derselben Art die Zellwände nicht dieselbe Konstanz zeigen wie bei den *Polypodiaceae*. Dies gestaltet natürlich den Vergleich schwieriger. Immerhin ist es aber bei der größten Mehrzahl der zunächst zu besprechenden Formen ganz gut möglich, den beschriebenen Bauplan zu erkennen. Namentlich die sehr charakteristische Beschaffenheit der Deckseite gibt stets einen sicheren Hinweis.[1]

Diesen Typus von Sporangien fand ich bei den einander wohl sehr nahestehenden und teilweise schwierig voneinander zu trennenden Gattungen *Cyathea*, *Hemitelia* und *Alsophila*. Es wurden folgende Arten derselben untersucht:

---

[1] Bezüglich der Entstehung und Orientierung der Sporangien im Sorus vergl. Bower, Studies on the morphology of spore producing members, IV. Leptosporangiate (Philos. transact. Roy. soc. Vol. 192, London 1900, p. 52 ff.).

Cyathea: arborea Sm., *Brunonis* Wall., *Beyrichiana* Pr., *canaliculata* Willd., *Cunninghamii* Hook, *crenulata* Bl., *cuspidata* Kze., *dealbata* Sw., *divergens* Kze., *Dregei* Kze., *ebenina* Karst., *excelsa* Sw., *frondosa* Karst., *hirsuta* Bkr., *insignis* Eat., *Manniana* Hkr., *marattioides* Klf., *medullaris* Sw., *Mettenii* Karst., *mexicana* Schlecht., *muricata* Klf., *Schanschin* Mart., *Serra* Willd., *sinuata* Hook. und Grev., *spinulosa* Wall., *squamipes* Karst., *vestita* Mart.

Hemitelia: capensis (L.) Br., *Costaricensis* Mett., *glandulosa* Kuhn, *grandiflora* Spr., *horrida* Br., *Karsteniana* Kl., *speciosa* Klf., *spectabilis* Kze.

Alsophila: armata Presl, *aspera* R. Br., *australis* R.Br., *axillaris* Mett., *blechnoides* Hook., *caudata* J. Sm, *contaminans* Wall., *crinita* Hook., *excelsa* R. Br., *Gardneri* Hook., *glabra* Hook., *gigantea* Wall., *hirsuta* Klf., *infesta* Kze., *latebrosa* Wall., *leucolepis* Mart., *procera* (Willd.) Klf., *pruinata* Klf., *pubescens* Bkr., *radens* Klf., *Rebeccae* F. M., *Taenitis* Hook., *tomentosa* Hook., *villosa* Desv.

Bezüglich des Stomiums ist zu bemerken, daß die Gegend, wo das Einreißen beginnt, am Ringe stets leicht zu erkennen ist. Die Ringzellen sind dort in Hinsicht auf den Verlauf des Ringes schmäler und quer dazu breiter ausgebildet. In den meisten Fällen gehen diese Stomialzellen allmählich in die eigentlichen Ringzellen über. Eine schärfere Abgrenzung des Stomiums durch unverdickte Zellen konnte ich in einigen Fällen beobachten, so z. B. bei *Cyathea Cunninghamii, Cyathea Brunonis, Cyathea ebenina, Alsophila pruinata.* Doch auch in diesen Fällen war die Grenze kaum so konstant zu finden, wie es bei sämtlichen *Polypodiaceae* der Fall ist.

Nur einige wenige Formen unter den untersuchten *Cyatheae* ließen Zweifel übrig, ob sich ihre Sporangien auf den typischen Wandbau zurückführen lassen.

So waren bei *Alsophila pruinata*[1] beide Wandhälften aus zahlreichen polygonalen Zellen gebildet; ich halte es jedoch für wahrscheinlich, daß in diesem Falle beide Wandhälften

[1] Von Presl (Abh. böhm. Ges. d. Wiss. 5. Folge, 5, p. 344) in eine besondere Gattung *Lophosoria* gestellt.

durch zahlreiche Teilungen komplizierter gestaltet wurden, so daß sie den ursprünglichen Bauplan nicht mehr erkennen lassen. Ein genauer Nachweis für diese Ansicht würde natürlich nur durch das Studium jüngerer Entwicklungsstadien zu erbringen sein, die mir in meinem Materiale nicht zur Verfügung standen. Für meine Ansicht scheint mir zu sprechen, daß einerseits diese Art sich im übrigen den *Cyatheae* gut einfügen läßt und daß andrerseits auch unter den *Polypodiaceae* Arten vorkommen, — so konnte ich es bei einigen *Gymnogramme*-Arten beobachten — deren Sporangien einen durch zahlreiche Zellteilungen derart kompliziert gestalteten Wandbau besitzen, daß ohne die genaue Kenntnis der durch die Entwicklung gegebenen Übersicht eine Vergleichung mit dem Wandbaue bei den übrigen *Polypodiaceae* äußerst schwierig wäre.

Am wenigsten Übereinstimmung mit den übrigen *Cyatheae* zeigte eine Form, die auch sonst in der Ausbildung ihrer vegetativen Organe vereinzelt dasteht, nämlich *Alsophila blechnoides*[1]. Zunächst ist zu bemerken, daß sowohl Stiel- als auch Deckseite in ihrer Ausbildung nicht konstant sind. So zeigt Fig. 11 *a* und *b* zwei Fälle des Wandbaues der Stielseite; die Deckseite fand ich bald von einem geschlossenen Ringe umgeben (wie Fig. 12), bald war auch diese Eigentümlichkeit verwischt. Im großen und ganzen scheint es mir sehr zweifelhaft, ob bei dieser Form der Sporangienwandbau sich mit dem der übrigen *Cyatheae* vergleichen lasse.

Von den zuletzt genannten Formen abgesehen, die mindestens Zweifel übrig lassen, zeigen die *Cyatheae* im Wandbaue ihrer Sporangien Übereinstimmung; diese aber können wir nur verstehen, wenn wir sie als den Ausdruck gemeinsamer Abstammung ansehen. Die geringfügigen Abweichungen bei den einzelnen Arten zu verfolgen und die Ergebnisse systematisch zu verwerten, scheint bei dieser Gruppe kaum möglich, weil die Sporangien derselben Art, ja desselben Sorus Abweichungen innerhalb gewisser Grenzen zeigen. Dieser Mangel an völliger Konstanz ist wohl zum größten Teile auf die Einwirkung äußerer Faktoren zurückzuführen, und zwar dürfte da, wie ich glaube,

[2] Repräsentant der Presl'schen Gattung *Metaxya*.

der Druck, den die Sporangien im Sorus aufeinander ausüben, eine Rolle spielen, zumal als hier derselbe umsomehr zur Geltung kommen wird, als die *Cyatheae*, im Gegensatze zu der Mehrzahl der *Polypodiaceae*, kurzgestellte Sporangien besitzen. So treffen wir nicht selten unter einer Anzahl von Sporangien, die den gewöhnlichen, etwa elliptischen Umriß zeigen, einige mit mehr oder weniger viereckigem Umrisse.[1] Daß bei solchen Sporangien aus mechanischen Gründen etwas andre Zellteilungen eingetreten sind, ist begreiflich. Wenn aber auch Sporangien mit derartigem, etwas abnormalem Wandbau doch noch den den *Cyatheae* eigenen Bauplan erkennen lassen, ist es gewiß ein Beweis für die Richtigkeit meiner Ansicht über die phyletische Bedeutung des Sporangienwandbaues.

Die *Dicksonieae* umfassen die drei ziemlich kleinen Gattungen *Balantium*, *Dicksonia* und *Cibotium*. Diese wurden bis in die neueste Zeit verschieden umgrenzt und verschiedenen systematischen Abteilungen zugewiesen: so wurden sie dem *Polypodiaceen*-Tribus der *Davallieae* zugeteilt (z. B. von Kaulfuß, Brongniart, Bommer) oder als eigener Tribus der *Polypodiaceae* betrachtet (z. B. von Presl, Moore, Hooker, Baker) oder zu den *Cyatheaceae* gestellt (Mettenius).

---

[1] Daß auch Abweichungen vorkommen, welche den von den meisten Autoren in der Systematik benützten Charakter der schiefen Lage des Ringes nicht deutlich erkennen lassen, ist gewiß, wenn ich auch so weitgehende Verschiedenheiten, wie sie Bommer (Revue et classification des Cyatheacées, Bull. Soc. bot. de France XX, p. XVI f.) angibt, nicht beobachten konnte. Bommer geht so weit, daß er sagt: »Les sporanges, qui se trouvent en dehors de cette action déviatrice (nämlich: de compression, que subissent les sporanges dans leur réunion en sores et qui amène ainsi la déviation de l'anneau), ceux situés au sommet du réceptacle, ont un connecticule qui occupe la place qu'un développement normal leur assigne dans la majeure partie des Polypodiacées«. Daß durch Druck kein Polypodiaceen-Sporangium in ein Cyatheen-Sporangium verwandelt wird, brauche ich wohl kaum zu beweisen. Übrigens meint auch Bower (l. c. p. 99 f), »that the oblique position of the annulus cannot be directly attributed to pressure during the development of the individuel. It seems to be a charakter inherent in the race like any other inhereted structural character«. Es ist begreiflich, daß Bommer auf Grund seiner eben erwähnten Ansicht und in gänzlicher Verkennung der phyletischen Bedeutung der Sporangienmerkmale überhaupt auf die Anwendung der letzteren verzichten und die *Cyatheaceae* durch das »indusium infère libre« charakterisieren will.

In die Gattung *Dicksonia* wurden aber auch eine Anzahl Arten gestellt, die wohl richtiger zu den *Polypodiaceae*, und zwar größtenteils zur Gattung *Dennstaedtia* zu rechnen sind, wie es auch zuerst Moore[1] auf Grund der Verschiedenheit im Indusium getan hat. Es sind dies eine Anzahl von Formen, die in der Ausbildung ihrer vegetativen Organe (meist Baumfarne) eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit den echten Dicksonien zeigen und auch in der Lage der Sori und der Beschaffenheit des Indusiums sehr an diese erinnern. Dies ist auch die Ursache, warum sie früher zu *Dicksonia* gerechnet wurden,[2] obwohl schon die Beschaffenheit des Annulus sie den eigentlichen *Polypodiaceae* zuweisen mußte. Ich konnte mich in der Tat überzeugen, daß bei diesen auch der ganze Sporangienwandbau der eines Polypodiaceensporangiums ist. (Siehe Fig. 13 und 14.) Von diesen früher fälschlich zu *Dicksonia* gerechneten Formen konnte ich untersuchen:

Dicksonia: adiantoides Hk. Bkr., *anthriscifolia* Klf., *apiifolia* Hook., *cicutaria* Sw., *dissecta* Sw., *erosa* Kze., *flaccida* Sw., *Mollucana* Bl., *nitidula* Kze., *pilosiuscula* Willd., *punctiloba* Michx., *rubiginosa* Klf., *scabra* Wall., *tenera* Sw.,

die von Moore zu *Dennstaedtia* gestellt wurden; ferner

Dicksonia Plumieri Hook. = *Saccaloma adiantoides* (Sw.) Diels;

Dicksonia sorbifolia Sm. = *Saccaloma sorbifolium* (Sm.) Christ.

Diese Formen gewinnen ein besonderes Interesse im Zusammenhang mit den Untersuchungen Bower's. Bei einer Anzahl dieser *Dennstaedtiineae* kann man beobachten, daß der Annulus etwas schief und von den beiden Wandhälften die eine mehr flach, die andere mehr gewölbt ist. Dennoch lassen sich beide Seiten leicht mit dem Wandbau der typischen Polypodiaceensporangien vergleichen. Die Abweichungen, die sich

---

[1] Moore, Index fil. (London 1857).

[2] Vergl. darüber Mettenuis, in Annales des sciences naturelles ser. IV. vol. XII, p. 80 bis 82; ferner Prantl, die Gattung Dennstaedtia, in Arb. d. bot. Inst. Breslau. I. p. 18ff.

bei einem Teile dieser Formen oder bei einem Teile der Sporangien eines Sorus beobachten lassen, sind genügend erklärt durch die Orientierung der Sporangien und die damit in Zusammenhang stehende unsymmetrische Ausbildung der beiden Wandhälften.[1]

Ähnliche Verhältnisse kann man bei *Diacalpe aspidioides* und *Peranema cyatheoides* beobachten, die ich hier zum Vergleiche heranziehen will. Auch bei diesen Formen zeigt, ähnlich wie bei *Dennstaedtia*, der Ring, den ich stets am Stielansatz unterbrochen gefunden habe, geringe Abweichung von der aufrechten Stellung.[2] Doch wieder zeigen beide Seiten Übereinstimmung mit dem typischen Bauplan des Polypodiaceensporangiums. (Fig. 15 bis 18.)

Für die hier vertretene Auffassung des Sporangienwandbaues sind gerade diese Fälle von Wert, weil sie zeigen, daß trotz der ein wenig schiefen Lage des Ringes und der unsymmetrischen Ausbildung der beiden Seiten der Wandbau doch den *Polypodiaceae* entspricht. Erstere Eigenschaften stehen, wie Bower's Untersuchungen zeigen, mit Entstehungsfolge und Orientierung der Sporangien im Zusammenhange. Die Übereinstimmung im Wandbau kann aber gewiß nur vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet und verstanden werden.

Die *Dicksonieae* — unter Ausschluß der zu den *Polypodiaceae* gehörigen Arten — zeigen in der Beschaffenheit ihrer Sporangien Übereinstimmung. Mit den *Cyatheae* haben sie die vollständige Ausbildung des Ringes gemeinsam; derselbe steht ziemlich aufrecht und es sind daher beide Wandhälften ungefähr gleich groß. Damit hängt es wohl zusammen, warum die *Dicksonieae* von den älteren Botanikern von den *Cyatheaceae* getrennt und zu den *Polypodiaceae* gerechnet wurden; daß der Ring vollständig ist, konnte leicht übersehen werden, weil dies nur von einer Seite aus deutlich erkannt werden kann. Der Ring zeigt stets eine durch unverdickte Zellen deutlich abgegrenzte Stomialregion, die von 5 bis 8 schmalen und mäßig verdickten Stomiumzellen gebildet wird. Die beiden Wandhälften, die man wieder als Stiel- und Deckseite unterscheiden

---

[1] Vergl. Bower, l. c. p. 73.

[2] Vergl. Bower, l. c. p. 57.

kann (Fig. 19 und 20), bestehen aus zahlreichen Zellen, derart, daß es mir nicht möglich ist, so wie bei den *Polypodiaceae* und *Cyatheae*, eine übersichtliche Beschreibung des Wandbaues zu geben, zumal mir auch kein Material mit jüngeren Stadien zur Verfügung stand, deren einfacheren Bau ich einer Beschreibung hätte zu Grunde legen können. Jedenfalls glaube ich, daß es nicht möglich ist, den Wandbau dieser Gruppe auf den der *Cyatheae* einfach zurückzuführen.

Sporangien von dieser Beschaffenheit fand ich bei allen drei Dicksonieengattungen. Ich habe folgende Arten untersucht:

Balantium: Culcita (L'Herit.) Klf., *stramineum* (Labile) Diels.

Dicksonia: arborescens L'Herit., *antarctica* Br., *Berteroana* Hook., *chrysotricha* Moore, *dubia* Gaud., *Karsteniana* Kl., *lanata* Col., *Sellowiana* Hook., *squarrosa* Sw.

Cibotium: Assamicum Hook., *glaucescens* Kze., *Menziesii* Hook., *Schiedei* Schlecht. und Cham.

Thyrsopteris elegans, von welcher Art es gewiß interessant wäre zu wissen, ob ihre Sporangien sich dem *Cyatheae*- oder *Dicksonieae*-Typus anschließen oder einen selbständigen Typus zeigen, konnte ich aus Mangel an Material nicht untersuchen.[1]

Fassen wir die Ergebnisse, soweit sie die *Cyatheaceae* betreffen, zusammen und sehen wir dabei von den angeführten wenigen Ausnahmen ab, die nicht ganz aufgeklärt, andrerseits aber doch für die Systematik interessant sind, so sehen wir, daß die beiden größeren Unterfamilien der *Cyatheaceae*, nämlich die *Dicksonieae* und die *Cyatheae*, zwei verschiedene Sporangientypen besitzen, die allerdings eine gewisse Ähnlichkeit in der Beschaffenheit des Ringes aufweisen, welche als Hauptmerkmal für die Charakterisierung der Familie der *Cyatheaceae* herangezogen wird.

Durch dieses Ergebnis wird natürlich die Frage angeregt, ob die Vereinigung der *Dicksonieae* und der *Cyatheae* in eine

---

[1] Auch die von Bower (l. c. fig. 114, 115) gegebenen Abbildungen gestatten kein sicheres Urteil zur Entscheidung dieser Frage.

Familie gerechtfertigt ist oder, besser gesagt, ob wir annehmen können, daß im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung von einem gemeinsamen Ausgangspunkte aus sich die *Dicksonieae* und die *Cyatheae* entwickelt haben oder ob diese die Endglieder von den übrigen Leptosporangiatenfamilien parallelen Entwicklungsreihen repräsentieren.

Der Vergleich des Sporangienwandbaues kann diese Frage, wie ich glaube, nicht entscheiden. Die Sporangien sind uns als phyletisches Merkmal wertvoll, wenn es sich darum handelt, innerhalb des Formenreichtums der rezenten Farnflora natürliche Einheiten zu schaffen, die durch ebensoviele Sporangientypen scharf und ohne Übergänge charakterisiert sind; aber wie diese Einheiten untereinander verwandt sind, darüber können wir durch diese Merkmale nichts erfahren.

Diese Frage kann aber auch kaum durch die Heranziehung anderer Merkmale gelöst werden. Die habituelle Übereinstimmung kann gewiß ebensogut der Ausdruck konvergenter Entwicklung sein und dies umsomehr, als es ja auch unter den *Polypodiaceae* solche Formen gibt, so die früher genannten *Dennstaedtia*-Arten, die sich durch ihren Sporangienbau unzweideutig diesen anschließen. Ebenso ist es zweifelhaft, welche systematische Bedeutung wir der Verschiedenheit in der Ausbildung des Indusiums bei den *Dicksonieae* und den *Cyatheae* beilegen sollen.

Dagegen würde wahrscheinlich das genaue Studium der Sporangienentwicklung, das sich aber nicht nur auf die ersten Stadien und die Entstehung der Sporenmutterzellen zu beschränken, sondern ganz besonders die Entstehung der Wand zu berücksichtigen hätte, in dieser Frage Klarheit schaffen.

Die Konstanz des Wandbaues, wie sie für die *Polypodiaceae* feststeht und wie wir sie bei den *Dicksonieae* und *Cyatheae* beobachtet haben, diese Tatsachen bilden die Grundlage für die hier vertretene Auffassung des Sporangienbaues als eines phyletischen Merkmales. Die Einhaltung desselben Bauplanes, die Wiederholung derselben Zellteilungen bei so zahlreichen und hin und wieder ganz extremen Lebensbedin-

gungen angepaßten Formen wie den *Polypodiaceae* und *Cyatheaceae* kann nur von phylogenetischen Gesichtspunkten aus verstanden werden; verschiedene Entwicklungsreihen haben eben selbständig und auf verschiedene Weise ähnliche Organe derselben Funktion dienstbar gemacht.

Wenn auch eine auf alle Leptosporangiaten ausgedehnte vergleichende Untersuchung keine die herrschende Einteilung wesentlich umgestaltenden, systematischen Konsequenzen haben dürfte, so würde sie doch in zweifelhaften Fällen die Frage nach der systematischen Stellung entscheiden helfen. Was für verwandtschaftliche Beziehungen unter den durch die Sporangientypen gekennzeichneten Gruppen bestehen, darüber kann zwar der Vergleich des Wandbaues nichts aussagen, doch dürfte der Vergleich der Entwicklungsgeschichte (nach Art des »biogenetischen Grundgesetzes«) manches enthüllen.

Daß auch innerhalb einer kleineren Gruppe die Vergleichung des Wandbaues Hinweise auf verwandtschaftliche Beziehungen geben kann, wenn auch nicht in allen Fällen geben wird, geht wohl aus den die Unterfamilie der *Asplenieae* betreffenden Untersuchungen hervor. Namentlich unter den *Polypodiaceae*, deren Systematik noch in mancher Hinsicht als provisorisch bezeichnet werden muß, können ganz gewiß bei einigen Artengruppen durch die Vergleichung des Wandbaues verwandtschaftliche Beziehungen aufgeklärt werden.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor R. v. Wettstein, für die freundliche Leitung und weitgehende Förderung meiner Arbeit meinen besten Dank abzustatten.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. *Blechnum occidentale*, nicht völlig reifes Sporangium, bisuturale Seite.

Fig. 2. *Blechnum occidentale*, nicht völlig reifes Sporangium, unisuturale Seite.
Bei 1 und 2 sind die ursprünglichen Segmentgrenzen stärker ausgezogen.

Fig. 3. *Blechnum gracile*, reifes Sporangium.

Fig. 4. *Asplenium viviparum*, reifes Sporangium.
(In 1 bis 4 bedeutet *st* Stomium, *hst* Hypostomium und *est* Epistomium.)

Fig. 5 bis 8. *Cyathea arborea*, 5 Deckseite und 6 Stielseite jüngerer Sporangien; 7 Deckseite und 8 Stielseite reifer Sporangien.

Fig. 9, 10. *Alsophila villosa*, reife Sporangien, 9 Deckseite, 10 Stielseite.

Fig. 11, 12. *Alsophila blechnoides*, 11*a* und *b* zwei beobachtete Fälle des Baues der Stielseite, 12 Deckseite.

Fig. 13, 14. *Dennstaedtia davallioides (Dicksonia nitidula)*; 13 bisuturale Seite, 14 unisuturale Seite reifer Sporangien.

Fig. 15, 16. *Peranema cyathoides;* 15 bisuturale, 16 unisuturale Seite von reifen Sporangien.

Fig. 17, 18. *Diacalpe aspidioides;* 17 bisuturale, 18 unisuturale Seite von reifen Sporangien.

Fig. 19, 20. *Cibotium Schiedei;* 19 Stiel-, 20 Deckseite reifer Sporangien.